Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Amitose, Fragmentation und Vakuolisierung pflanzlicher Zellkerne

Von

Josef Kisser

Assistent am pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität in Wien.
Nr. 178 der zweiten Folge

(Mit 2 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 23. März 1922)

I. Einleitung.

Die Bilder, die einerseits auf direktem Wege sich teilende Kerne, anderseits solche, die eben im Begriffe sind, miteinander zu verschmelzen, uns bei der Beobachtung liefern, sind einander so ähnlich, daß sich oft im Vorhinein nicht entscheiden läßt, welcher der beiden Fälle vorliegt. Auch dann, wenn gleichzeitig in benachbarten gleichwertigen Zellen zwei oder mehrere Kerne vorhanden sind, ist der Vorgang nicht geklärt, denn sie können in früheren Stadien mitotisch entstanden sein und nachträglich miteinander verschmelzen oder sie sind das Produkt einer direkten Teilung. In beiden Fällen gleichen sich diese Vorgänge sehr, so daß sie zu Verwechslungen Anlaß geben können. Darauf wurde schon des öftern von anderer Seite hingewiesen und zahlreiche als Amitosen bezeichnete Vorgänge haben sich nachträglich als Kernverschmelzungen herausgestellt.

Den eindeutigsten Beweis, ob Verschmelzung oder direkte Teilung der Kerne vorliegt, müßte, wie man anzunehmen geneigt wäre, wohl die Beobachtung und Weiterverfolgung der Kerne am lebenden Material bieten. Dem ist jedoch nicht so, da sich hier Schwierigkeiten in den Weg stellen, die eindeutige Ergebnisse ausschließen und auf die bereits Schürhoff[1] hinweist. Denn es tritt, bedingt durch die Verletzung ein baldiges Absterben der Kerne ein, außerdem kann ähnlich wie bei der Mitose eine Rückbildung des Vorganges einsetzen, so daß dadurch eben verschmelzende Kerne Amitosen, anderseits sich eben amitotisch teilende Kerne Verschmelzung vortäuschen können.

Lundegårdh,[2] der den Teilungsvorgang der Kerne in den Wurzelspitzen von *Vicia faba* und *Allium cepa* an lebendem Material verfolgte, fand, daß Teilungs-

---

[1] Schürhoff P. N., Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von *Tradescantia virginica*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. Bd. 57.)

[2] Lundegårdh H., Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. Bd. 51.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stadien der Kerne, »solange die Zellen leben, in demselben morphologischen Zustande, ohne sich sonderlich zu verändern«, verharren. Es dürfte dies in erster Linie auf die Verwundung der Zellen und die sonstigen unnatürlichen Bedingungen zurückzuführen sein, da wir trotzdem zahlreiche Objekte kennen, bei denen sich die Teilung der Kerne in allen Phasen verfolgen läßt. Die direkte Beobachtung der Kernteilung bei *Spirogyra* bietet, wie Strasburger[1] zuerst zeigte, keine nennenswerten Schwierigkeiten und auch die Staubfadenhaare der *Tradescantia*-Arten sind dafür nach Strasburger[2] und Lundström[3] in hohem Maße geeignet. Schon vor diesen hatte Treub[4] ein günstiges Objekt für diesen Zweck in den Suspensoren von *Orchis latifolia* und den Samenknospen von *Epipactis palustris* und *E. latifolia* gefunden. Diese wenigen Beispiele für die Möglichkeit einer Lebendbeobachtung von Teilungsvorgängen zeigen aber gleichzeitig, daß die durch die Präparation verursachte Verletzung nicht ohne allen Einfluß auf das Geschehen in der Zelle und dessen direkte Beobachtung ist und daß in den zuletzt genannten Fällen diese Hemmung fast vollständig wegfällt, weil mit der Präparation nur eine geringe Schädigung des Materials verbunden ist.

Wie nicht anders zu erwarten war, schlugen auch meine Versuche, ein positives Ergebnis durch Lebendbeobachtung in bezug auf die Formveränderungen der Kerne in den Parenchymzellen des Stengels von *Tradescantia virginica* zu erzielen, vollkommen fehl. Die Bewegungen und Veränderungen der Kerne vollziehen sich nur sehr langsam und durch die sich allmählich einstellenden Absterbeerscheinungen ist der Dauer der Beobachtung eine enge Grenze gezogen. Es gelang mir auch nicht, die von Zimmermann[5] beschriebenen und abgebildeten Kerne aus dem Mesophyll von *Sempervivum tectorum* im Leben zu verfolgen, da außer den vorhin genannten Gründen bei diesem Objekt die Gestalt der Kerne durch die um sie oft zahlreich gelagerten Chloroplasten meist nur undeutlich festgestellt werden kann, außerdem die in den Interzellularen kapillar festgehaltene Luft die Beobachtung erschwert. Auch mit Hilfe der Wasserstrahlluftpumpe ließ sie sich nur teilweise entfernen und im Falle, daß dies auch vollständig gelingt, ist man nie sicher, ob und in welchem Ausmaße das Objekt dabei gelitten hat.

Die Lebendbeobachtung von Gestaltsveränderungen der Kerne ist mit viel größeren Schwierigkeiten verbunden als die von mitotischen Teilungen. Da erstere relativ selten sind, viel mehr Zeit in Anspruch nehmen und wir bisher über kein für diesen Zweck geeignetes Objekt verfügen, darf es auch nicht wundern, wenn die Ergebnisse solcher Versuche sehr gering sind.

---

[1] Strasburger E., Zellbildung und Zellteilung, III. Aufl., Jena.

[2] Strasburger E., Über ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. (Sitzungsberichte d. Jenaischen Ges. f. Medizin u. Naturwiss., Jahrg. 1879.)

[3] Lundström A., Jakttagelser af cceldelnig på lefvande material. (Bot. Notiser 1879.)

[4] Treub M., Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. (Natuurk. Verh. der koninkl. Akad., Deel 19, 1878.)

[5] Zimmermann A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes, p. 13, Jena 1896.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

II. Amitose.

Historisches und eigene Untersuchungen.

Schon von älteren Autoren wurde vielfach die Ansicht ausgesprochen, daß nicht alle jene Vorgänge, bei denen der Kern unregelmäßige Form und Gestalt annimmt, zerklüftet wird oder sich einschnürt und schließlich auch in Teilstücke zerlegt werden kann, untereinander gleichwertig sind. Morphologisch einander ziemlich ähnlich, sind sie ihrer Natur nach grundverschieden voneinander. Es handelt sich um den als Amitose bezeichneten einfachen Teilungsvorgang mancher Kerne und um die Fragmentation, deren Wesen in einem späteren Abschnitt behandelt werden soll.

Die Amitosen sind ein gegenüber den Mitosen bedeutend vereinfachter Teilungsmodus der Kerne. Der innige Zusammenhang, der zwischen Kern und den in der Zelle sich abspielenden mannigfachen Vorgängen besteht, wird durch amitotische Teilung nicht gestört, da wir sehen, daß in solchen mehrkernig gewordenen Zellen Wachstum, Sekretion etc. nicht gehemmt sind und daß außerdem für diese Vorgänge eine gleichmäßige Aufteilung der chromatischen Substanz auf die Tochterkerne nicht von Notwendigkeit ist. Dies bestätigen die Befunde Strasburgers[1] bei *Vitella*, »daß in den zur Amitose übergehenden Kernen die Substanz, die man hergebrachterweise als Linin bezeichnet, dauernd zunimmt und so auch die Nukleolarsubstanz, nicht aber das Chromatin«.

Die wirksamen Kräfte des Kernes müssen in erster Linie an seiner Oberfläche wirken. Bei starkem Wachstum der Zellen finden wir daher immer, daß er seine Oberfläche vergrößert, er gibt seine kugelige Gestalt auf und streckt sich oft so bedeutend in die Länge, daß seine Oberfläche nun ein Vielfaches seiner früheren beträgt. Damit ist nicht selten noch eine bedeutende Volumszunahme verknüpft, so daß Wachstum und Streckung im selben Sinne zusammenwirken, in anderen Fällen wird die Oberflächenvergrößerung durch wiederholte Teilungen — sei es durch mitoitsche oder amitotische — herbeigeführt und in diesem Punkte liegen die gemeinsamen Beziehungen dieser beiden Teilungsarten der Kerne. Ihre Produkte sind vom ernährungsphysiologischen Standpunkte aus sich vollkommen gleichwertig, nur wird Amitose nur dort auftreten können, wo der Kern mit Fortpflanzung und Vererbung nichts mehr zu tun hat.

Die Frage, in welchem entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse Mitose und Amitose zu einander stehen, wurde zuletzt von Strasburger[1] (l. c.) erörtert. »Was endlich die Frage anbetrifft, ob phylogenetisch die Mitose aus der »Amitose« hervorgegangen sei, so müßte diese Frage heute wohl etwas anders gefaßt werden. Mit zunehmender Arbeitsteilung im Organismus und steigender Sonderung in seinem Bau dürfte auch die Teilung der Träger der Erblichkeit, der Kerne, entsprechend komplizierte Vorgänge verlangt haben. Ja, es läßt sich annehmen, daß es eine übereinstimmende Steigerung der Anforderungen an die Leistung der Kerne war, die es veranlaßte, daß auf einer korrespondierenden Höhe der Organisation die nämlichen karyokinetischen Vorgänge sich einstellen. Die ursprünglichste Teilung eines Kerns, bei einem mit Kern schon versehenen, doch mit nur wenigen spezifischen Merkmalen

[1] Strasburger E., Einiges über Characeen und Amitose. (Wiesner Festschrift, Wien 1908.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

erst ausgestatteten Organismus, brauchen wir uns nicht viel komplizierter als die Durchschnürung eines Chlorophyllkorns in zwei gleiche Hälften vorzustellen. Von solchen Teilungen bis zu den ausgeprägt mitotischen mögen alle Zwischenstufen durchlaufen worden sein. Einfachere Kernteilungsvorgänge primitiverer Art dürften aber keinesfalls Amitosen genannt werden, weil das Wort doch eigentlich den Verlust der mitotischen Teilungsart aussagt. Man sollte sie als ursprüngliche Kernteilung, Protokaryokinese, bezeichnen und den Ausdruck Amitose auf sie nicht mehr anwenden.«

Die ursprüngliche Teilungsart, die nur gewisse morphologische Beziehungen zur Amitose aufweist, muß natürlich von diesen Gesichtspunkten heraus in diesem Zusammenhang ausgeschaltet werden. Ich glaube mit einer gewissen Berechtigung annehmen zu können, daß die bei Pflanzen, die auf einer höheren Stufe der Organisation stehen, auftretenden Amitosen als abgeleiteter, aus den Mitosen entwickelter Vorgang anzusehen sind. Dafür sprechen folgende Gründe, die auch gleichzeitig das Wesen der Amitose charakterisieren.

1. Amitotische Teilung tritt immer in Zellen auf, deren Kerne sich früher mitotisch geteilt haben.

2. Bei Amitosen ist eine gleichmäßige Aufteilung der Vererbungsmasse auf die Tochterkerne nicht notwendig, daher wird die chromatische Substanz auch nicht vermehrt.

3. Zwischen sich amitotisch teilenden Kernen tritt nie eine Zellwandbildung auf, da durch Amitosen nicht neue Zellen, sondern vielkernige gebildet werden sollen. Die dadurch zustande kommende Vergrößerung der Oberfläche der Kerne steht im Zusammenhang mit der Größe der Zellen oder gesteigerten physiologischen Ansprüchen.

4. Amitose ist ein vereinfachter Teilungsmodus, hervorgegangen aus Mitose, daher kann auf diese nie Mitose, der kompliziertere Vorgang folgen.

Wie mit fortschreitender Entwicklung ganze Organe der Pflanze rückgebildet werden können, so wäre es auch hier denkbar, daß in einzelnen Fällen der Modus der Kernteilung eine Umstimmung erfahren hat und in Zellen, wo dies unbeschadet für den ganzen Organismus möglich war, der kompliziertere Vorgang dem einfacheren, die Mitose also der Amitose weichen mußte.

Daß Amitose die Funktionen der Mitose übernehmen kann, wo eine gleichmäßige Aufteilung der chromatischen Substanz nicht erforderlich ist, sollen die im folgenden zusammengestellten Beispiele zeigen.

Die höheren Pflanzen besitzen Zellen, die durch ihre Größe hervorragen, wie die Bastfasern und Milchröhren, ferner Milch- und Schleimgefäße etc. Da ihre Länge oft eine sehr bedeutende werden kann, finden wir in ihnen ein Verhalten der Kerne, das auf Oberflächenvergrößerung hinzielt und auf verschiedene Art erreicht werden kann, entweder durch abnormes Wachstum oder durch Vielkernigkeit.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Im ersteren Falle strecken sie sich bedeutend in die Länge, wobei ihr Aussehen fadenförmig werden kann. Solche Fadenkerne hat Molisch[1] in vollendetster Form in den Schleimgefäßen von *Lycoris radiata Herb.* gefunden, aber auch bei anderen Amaryllideen, wenngleich dort seltener und nicht von solcher Ausdehnung. Eine Teilung dieser Kerne oder einen Zerfall in Segmente konnte Molisch trotz zahlreichen untersuchten Materials nicht beobachten. Wenn eine Teilung überhaupt stattfindet, kann sie nur amitotisch vor sich gehen, denn es läßt sich schwer denken, wie unter den gegebenen Umständen eine Heraussonderung der Chromosomen und die Anlage der Spindelfasern möglich wäre. Eine Teilung scheint mir aber bei den Fadenkernen überhaupt nicht nötig, da ja durch sie keine weiteren Vorteile erreicht werden können. Was die Bedeutung betrifft, die diesen Fadenkernen zukommt, so schließt sich Molisch den Ausführungen Strasburgers[2] an, der zeigte, daß die Wirkungssphäre des Kernes nur eine begrenzte ist, und sieht in dem Auswachsen zu solcher Länge ein Mittel, das »möglicherweise der besseren und reichlicheren Fortleitung und Zuleitung der von Kern und Cyloplasma ausgehenden Impulse dient«, was in anderen Fällen durch die Bildung zahlreicher Kerne erreicht wird.

Schon Treub[3] berichtet über das Vorkommen zahlreicher Kerne in den Bastfasern von *Humulus Lupulus, Urtica dioica, Vinca minor* und in den milchsaftführenden Schläuchen von *Ochrosia coccinea, Vinca minor, Urtica dioica* und einiger anderer Pflanzen. Die Vielkernigkeit wurde dann bei zahlreichen anderen bestätigt. Über die Art der Teilung herrscht jedoch Meinungsverschiedenheit. Nach Johow[4] vermehren sie sich in den stark verdickten Bastfasern von *Tradescantia* durch Durchschnürung. Mehrkernigkeit sowohl der verdickten als auch der unverdickten Bastfasern von *Urtica* stellte Treub[5] fest und Kallen[6] bestätigte diese Angaben. Letzterer fand in einer zu drei Viertel freipräparierten Bastfaser über 160 Kerne und zeigte gleichzeitig, daß ihre Entstehung amitotisch vor sich geht, während Treub[7] an der mitotischen Teilung der Kerne, für die er sich ausspricht, festhält.

Wenn man die Größe mancher Algenzellen bedenkt, z. B. bei den Siphoneen, so erscheint die Vielkernigkeit leicht verständlich. Die Vermehrung der Kerne vollzieht sich jedoch, mit wenigen Ausnahmen, mitotisch. Bei den Blasen von *Valonia utricularis* aber finden wir einen Fall, wo in derselben Zelle neben mitotischer auch amitotische Teilung vorkommt. Während Schmitz[8] die Amitose nur auf bestimmte Regionen der Blase einschränkt, ist Fairchild[9] der Ansicht, daß sie gleichmäßig auftritt. Es scheint hier also bereits eine Funktionsteilung eingetreten zu sein, indem die nach vereinfachter Art geteilten Kerne die vegetativen Funktionen, die mitotisch entstandenen die Bildung der Zoosporen und damit die Fortflanzung übernehmen.

---

[1] Molisch H., Über Zellkerne besonderer Art. (Bot. Ztg., 1899.) Studien über den Milch- und Schleimsaft der Pflanzen. Jena. 1901.

[2] Strasburger E., Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. (Hist. Beiträge, Heft 5. Jena, 1893.)

[3] Treub M., Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. (Comptes Rendus des séances de l'Akad. d. Sc. 1379.)

[4] Johow Fr., Die Zellkerne von *Chara foetida*. (Bot. Ztg., 1881, 39. Jg.)

[5] Treub M., Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux. (Extr. des Arch. Néerland. T. 15. 1880.)

[6] Kallen, Verhalten der Plasmakörper in den Geweben von *Urtica urens*. (Flora, 1882, Jg. 65.)

[7] Treub M., Erwiderung. (Flora, 1882, Jg. 65.)

[8] Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in Pflanzenzellen. (Verhandl. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westfalen, 1880.)

[9] Fairchild, Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei *Valonia utricularis*. (Ber. d. D. bot. Ges., 1894, Bd. 12.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Characeen, denen nach Oltmanns[1] eine isolierte Stellung im System zukommt, auf die auch Strasburger (l. c.) in anderem Zusammenhang hinweist, zeigen diese Funktionsteilung im vollendetsten Maße. Die Kerne der Internodialzellen teilen sich nur amitotisch und auf diese Art entstehen viele hunderte, ja tausende Kerne. Sie sind ihrer formativen Eigenschaften vollständig beraubt, da ja der Zweck dieser Teilungen in anderer Richtung liegt und nur die Zellen der Knoten haben ihren ursprünglichen Charakter bewahrt. Nur diese sind für Neubildungen geeignet, die Internodialzellen hingegen, wie durch Experimente festgestellt wurde, nicht.

Von großem Interesse für uns sind auch die zweikernigen Griffelkanalzellen. Sie wurden von Schürhoff[2] bei *Sambucus* gefunden und vor ihm schon ebenfalls dort und auch bei *Adoxa moschatelina* von Lagerberg[3], dessen Auffassung und Erklärung darüber von Schürhoff berichtigt wurde. Dieser kommt zu dem Ergebnis, daß diesen Zellen Drüsencharakter zukommt und daß sie Stoffe produzieren, die chemotaktisch auf den Pollenschlauch wirken. Die Teilung der Kerne geht mitotisch vor sich, es kommt jedoch häufig vor, daß die Tochterkerne wieder miteinander verschmelzen. Auch in den Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon* fand Schürhoff[4] fast regelmäßig zwei Kerne, jedoch mit dem Unterschied von *Sambucus*, daß sie amitotisch entstehen und der Teilung eine bedeutende Volumszunahme vorausgeht. Die Bedeutung dieses Vorganges faßt Schürhoff in folgenden Sätzen zusammen: »Wichtig jedoch scheint mir die Feststellung zu sein, daß es sich um Kerne eines spezifisch ausgebildeten Gewebes handelt, dessen Tätigkeit mit der einmaligen kräftigen Funktion seiner Zellen beim Befruchtungsakt beendigt ist. Daher haben die Kerne keine morphologischen Funktionen mehr auszuüben und die Amitose dürfte somit hier den Ausdruck einer infolge dieser Kernvermehrung aufs höchste gesteigerten sekretorischen Funktion darstellen. Diese Deutung würde mit der bisherigen Annahme, daß durch die Amitose der morphologischen Tätigkeit des Zellkerns das Todesurteil gesprochen ist, in vollkommener Übereinstimmung stehen. Als Zweck dieser Kernteilung nehme ich die erzielte Vergrößerung des Kernvolumens und der Kernoberfläche im Verhältnis zum Cytoplasma an, wodurch eine Erhöhung der Intensität der Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma gegeben ist, wie ich dies auch für eine Erklärung der Zweikernigkeit der Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* zugrunde gelegt habe.« Sowohl bei *Sambucus* als auch bei *Lilium Martagon* liegen Zellen vor, die ihrer Natur nach vollkommen gleichwertig und in demselben Sinne, nämlich sekretorisch tätig sind. In beiden Fällen wird Oberflächenvergrößerung der Kerne angestrebt, die in dem einen Fall durch mitotische, in dem anderen durch amitotische Teilung erreicht wird. Die Auffassung von Chun[5] über die Amitose geht ebenfalls dahin, daß deren Endergebnis Oberflächenvergrößerung der Kerne ist, die mit einer besonderen Funktion der Zelle im Zusammenhang steht.

Die Amitose ist ein aus inneren Ursachen sich abspielender Vorgang und in das Lebensgetriebe des einen oder anderen Individuums hineingehörig. Bei Beantwortung der Frage, welche von den zahlreich bekannt gewordenen Fällen von direkter Teilung der Kerne zu den Amitosen zu rechnen sind, müssen obige Gesichtspunkte maßgebend sein. Wir finden dann, daß sie im Pflanzenreich selten sind und nur einige wenige Vertreter haben. Alle

---

[1] Oltmanns Fr., Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 1904.

[2] Schürhoff P. N., Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanalzellen von *Sambucus*. (Biolog. Centralbl., 1916, Bd. 36.)

[3] Lagerberg, Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatelina*. (K. Svensk. Vetenskaps. Handlingar, Bd. 44, Nr. 4.)

[4] Schürhoff P. N., Die Drüsenzellen des Griffelkanales von *Lilium Martagon*. (Biolog. Centralbl., 1918, Bd. 38.)

[5] Chun, Über die Bedeutung der direkten Kernteilung. (Sitz.-Ber. d. phys. ökonom. Ges. zu Königsberg, 1890.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

anderen Vorkommnisse direkter Zerteilung der Kerne müssen zur Fragmentation gerechnet werden, bei der der Zerfall des Kernes in Teilstücke nur eine sekundäre Erscheinung ist.

Was das Verhältnis von Mitose und Amitose zueinander betrifft, so galt nicht immer die jetzt herrschende Meinung; ein Teil setzte sich für restlose Gleichwertigkeit dieser beiden Vorgänge ein, der andere stellte beide scharf einander gegenüber. Die diesbezügliche Literatur findet sich bei Strasburger[1] und Schürhoff[2] zusammengestellt.

In diesem Zusammenhang soll auch noch eine von Schürhoff (l. c.) aufgestellte Behauptung eine kritische Behandlung erfahren, da sie sich auf die Zahl der Kerne, die durch amitotische Teilung entstehen können, bezieht. Er sagt an einer Stelle folgendermaßen: »Da wir annehmen müssen, daß bei Amitosen die einzelnen Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden, ohne daß vorher durch eine Heraussonderung der Chromosomen und deren Längsspaltung eine Verdoppelung ihrer Anzahl eingetreten ist, so ergibt sich hieraus, daß durch Amitose aus einem Kern nur eine beschränkte Anzahl neuer Kerne hervorgehen kann; denn wir müssen annehmen, daß jedes Teilungsprodukt ein Chromosom nötig hat, um existenzfähig zu sein. Daß derartige Kernchen lebensfähig und imstande sind, sich völlig wie normale Kerne zu verhalten, ist aus den Teilungen der Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva*[3] und aus dem Auftreten von zahlreichen Karyomeren[4] bekannt. Ein Kern mit der diploiden Chromosomenzahl 24 würde also auf amitotischem Wege höchstens 24 Kernchen ergeben, dabei aber ist es gleichgültig, ob durch eine Amitose der Bestand der einzelnen Chromosomen zu gleichen oder ungleichen Teilen auf die Tochterkerne verteilt wird. Wir sehen jedoch aus dieser Überlegung, daß aus einem Kern durch Amitose eine bedeutende Anzahl von Tochterkernen entstehen kann, wie wir dieses auch tatsächlich bei den Characeen finden.«

Diese Schlußfolgerungen fundieren auf einer irrigen Voraussetzung. Die Ansicht Strasburgers[5], »daß jedes Segment des Kernfadens die Eigenschaften des ganzen Kernfadens teilt« wurde von Juel[3] in folgenden Sätzen zusammengefaßt: »Jede Chromatinmasse, die sich in irgendeiner Weise aus ihrer normalen Bahn verirrt hat, bekommt eine angemessene Portion von Kinoplasma und Trophoplasma. Sie kann zum Kern einer besonderen Zelle werden, und dieser Kern kann in vielen Fällen eine selbständige karyokinetische Teilung ausführen, wodurch die Kerne von zwei neuen, selbständigen und sich mit Wänden umgebenden Zellen erzeugt werden. Diejenigen Eigenschaften, welche der Zelle als solche zukommen, sind also nicht nur an die Gesammtheit der in einer Zelle vorkommenden Chromosomen, sondern auch an jedes einzelne dieser Chromosomen gebunden.« Daraus geht jedoch nur hervor, daß solche Kernchen tatsächlich lebensfähig sind und mitotische

---

[1] Strasburger E., Die Ontogenie der Zelle seit 1875. (Progressus rei Botanicae, 1. Bd. Jena, 1907.)

[2] Schürhoff P. N., Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 19. 1906.)

[3] Juel N. O., Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei derselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Jg. 1897.)

[4] Schürhoff P. N., Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LII, Jg. 1913.)

[5] Strasburger E., Die Controversen der indirekten Kernteilung. (Arch. f. mikr. Anat. 1884, Bd. 23.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Teilungsfähigkeit besitzen, nicht aber läßt sich der Satz umdrehen, daß ein Chromosom mindestens zum Leben notwendig ist. Wenn Kerne mit einem Chromosom imstande sind, sich mitotisch zu teilen, so müßten nach einem analogen Schluß auch auf amitotische Teilungen wieder Mitosen folgen können, denn durch eine einmalige Durchschnürung des Mutterkernes, der angenommen 24 Chromosomen hätte, besitzen die Tochterkerne im günstigsten Falle immer noch je 12, und ein einziges Chromosom genügt ja, wie Juel nachgewiesen hat, Spindelbildung zu veranlassen; doch steht dies mit allen bisherigen Befunden im Widerspruch. Denn wenn mit dem Besitz der chromatischen Substanz die formativen Eigenschaften des Kernes innigst verknüpft wären, ließe sich von diesen Gesichtspunkten aus Amitose überhaupt nicht erklären. Wenn der Kern in die Amitose eintritt, ist er zwar im Besitze seiner vollständigen chromatischen Substanz, doch die an sie gebundenen Eigenschaften kommen nicht zur Geltung und verschwinden, da der Zweck der Amitose in anderer Richtung liegt. Daraus wird auch verständlich, daß in sich amitotisch teilenden Kernen die Chromatinsubstanz nicht vermehrt wird, wie dies Strasburger (l. c.) bei *Chara* und *Nitella* eindeutig festgestellt hat.

Auch die tatsächlichen Befunde stimmen mit der Ansicht Schürhoffs nicht überein. In den unverdickten, milchsaftführenden Bastzellen von *Urtica* konstatierte Kallen (l. c.) zahlreiche Kerne, die durch amitotische Teilungen zustande kommen und in einer zu drei Viertel freipräparierten, verdickten Bastfaser über 160 auf amitotischem Wege entstandene Kerne. Entgegen den Angaben Treubs (l. c.) konnte auch später Buscalioni[1] das Auftreten von Amitosen in den milchsaftführenden Idioblasten von *Urtica* bestätigen. Da Schürhoff die Characeen als Beispiel anführt, so soll auch an diesem Objekt die Unhaltbarkeit seiner Ansicht gezeigt werden. Die Anzahl der Chromosomen beträgt bei *Chara fragilis* nach den Untersuchungen von Debski[2] 24, Strasburger (l. c.) findet etwas weniger und bleibt bei der Zahl 18, die mit der von Goetz[3] aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Chara foetida* gewonnenen Zahl, 16—18, im Einklang steht. Bei *Nitella syncarpa* bestimmte sie Strasburger auf 12. Die primäre Internodialzelle teilt sich nicht mehr mitotisch. Ihr Kern beginnt sich alsbald zu strecken, rundet sich ab und macht eine Strukturänderung durch, beginnt sich allmählich durchzuschnüren und auch die so gebildeten Tochterkerne teilen sich weiter amitotisch. Was die Zahl der Kerne anbelangt, wurden genaue Zahlen nie gegeben und nur immer von zahlreichen Kernen gesprochen. Eine von Johow (l. c.) auf Taf. VII, Fig. 61, abgebildete erwachsene, unberindete Blattzelle enthält nicht weniger als 31 Kerne, von denen einige ihrem Aussehen nach im Begriffe stehen, sich weiter zu teilen.

Es war nun auch notwendig, mich von der Anzahl der Kerne in den Internodialzellen zu überzeugen. Zu diesem Zwecke wurde

---

[1] Buscalioni. Observazione e Ricerche sulla cell. veget. (Estratto dall' Annuario del R. Istit. Bot. di Roma. 1898. Vol. VII, Ref. Bot.-Ztg. 1899, p. 276.)

[2] Debsky B., Beobachtungen über die Kernteilung bei *Chara fragilis*. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897.) — Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis*. (Jb., Bd. XXXII., 1898.)

[3] Goetz G., Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. (Bot.-Ztg., 1899.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ein kräftiges *Chara*-Exemplar verwendet und eine vollkommen intakte Internodialzelle herauspräpariert, ohne dabei sie zu verletzen, da sonst infolge des hohen Turgordruckes sie sich rasch entleert und dabei die verschiedensten Inhaltsstoffe mitgerissen werden, darunter vielfach Kerne. Dies erreichte ich leicht dadurch, daß ich zuerst die Rindenzellen entfernte, was bei älteren Exemplaren leicht gelingt und die nun der Länge nach isolierte Zelle rasch in heißem Alkohol brachte und dann sie erst von den beiden Nodien trennte. Durch Zusatz einiger Tropfen Salzsäure konnte das anhaftende Kalziumkarbonat leicht gelöst werden. Gefärbt wurde schließlich mit Karmin. In einem Stück von 1 *mm* Länge zählte ich nicht weniger als etwas über 100 Kerne, so daß auf die ganze Zelle, die im vorliegenden Falle etwa 8 *cm* betrug, 6000—8000 Kerne zu rechnen sind. Es ist also die Zahl der Kerne, die durch Amitose gebildet werden können, keine beschränkte und auch in keiner Weise abhängig von der Zahl der Chromosomen.

III. Fragmentation.

Historisches und eigene Untersuchungen.

Über den von Tischler[1] begrenzten Begriff »Fragmentation« schreibt Strasburger (l. c.): »Bevor die Riesenzellen der *Heterodora*-Gallen zugrunde gehen, stellt sich an ihren Kernen ein als chromolytisch bezeichneter Zerfall in Stücke ein, den G. Tischler allein »Fragmentation« nennen möchte. Dieser Vorgang ist gerechtfertigt und ich habe es meinerseits auch vermieden, dort, wo es sich nicht um den Zerfall eines Kernes in Stücke, sondern um seine wirkliche Teilung, wenn auch ohne innere Sonderung, handelt, nicht von Fragmentation zu sprechen. Es ließe sich in der Tat bei der direkten Kernteilung zwischen Kernvermehrung durch Zerfall in Stücke, d. h. Kernzerklüftung oder Fragmentation und Kernteilung ohne mitotische Sonderung oder Amitose unterscheiden.«

Diese Einteilung ist notwendig und auch ich bin ihr gefolgt und habe im Vorhergehenden versucht, die für die Amitose charakteristischen Momente hervorzuheben. Den Begriff der Fragmentation fasse ich jedoch weiter und stelle zu ihr alle jene morphologischen Veränderungen am Kerne, die mit einem Zerfall in Teilstücke enden können, aber nicht Amitose sind. Die Ursachen, die einen solchen Zerfall herbeiführen können, sind verschiedener Natur, in allen Fällen handelt es sich aber um die Schädigung eines Organes der Zelle, die sich durch Veränderungen am Kerne kundgibt. Es gehören also zu ihr, neben dem chromolytischen Zerfall, ebensogut alle durch Organismenwirkung oder aber Hypertrophie hervorgerufenen Veränderungen in bezug auf Form und Gestalt der Kerne, desgleichen die bei einigen Pflanzen auftretenden amöboiden Kernveränderungen, von denen noch im folgenden die Rede sein wird, kurz alle jene uns bekannten oder derzeit noch

[1] Tischler G., Über die *Heterodora*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges., 1901.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

unbekannten Einwirkungen auf den Kern, die ihn zu Veränderungen seiner Gestalt oder zum Zerfall veranlassen.

Die *Tradescantia*-Arten sind wiederholt wegen der besonders in den Stengelparenchymzellen auftretenden Kernformen ein beliebtes Untersuchungsobjekt gewesen. Die ältere Ansicht, daß es sich hierbei um Amitosen handelt, muß jetzt, dank der Untersuchungen Schürhoff's (l. c.) als überholt angesehen werden, wenngleich man auch schon früher vielfach diesen Vorgang nicht auf dieselbe Stufe mit den Amitosen bei den Characeen gestellt hat. Bei der Untersuchung einiger *Tradescantia*-Arten bemerkte ich, daß meine Befunde nicht in allen Punkten mit denen Schürhoffs übereinstimmen und ich fühle mich daher veranlaßt, sie im folgendem mitzuteilen.

Johow[1] untersuchte *Tradescantia virginica, T. subaspera, T. Sellowi* und *T. zebrina* und fand Fragmentation im Stengel, ferner in den Staubfadenhaaren. In den letztgenannten findet sie sich nach Nathansohn[2] bei *T. virginica* in den basalen Zellen. Über mehrkernige Zellen bei *T. hypophaea* liegt eine Angabe von Treub (l. c.) vor. Schon Johow beobachtete, daß die Trennung der oft mannigfach gelappten und eingeschnürten Kerne nicht immer eine vollständige ist, sondern daß oft noch die Teilstücke miteinander in Verbindung stehn. Doch fand er auch zerteilte Kerne. Die Anzahl der Teilstücke ist nicht konstant. Zimmermann (l. c.) und Strasburger (l. c.) finden ebenfalls die mannigfachsten Formen, bemerken aber weiter, daß eine vollständige Trennung der Teilstücke und mithin auch mehrkernige Zellen selten, aber doch vorhanden sind. Schürhoff (l. c.) bestreitet jedoch eine tatsächliche Teilung und will auch nie Teilkerne in ein und derselben Zelle gefunden haben, weder an lebendem Material, noch an fixiertem. Ich konnte jedoch bei drei Spezies unzweideutig mehrkernige Zellen nachweisen.

Tradescantia virginica.

Untersucht wurden ältere kräftige Stengelstücke, die zu einer Zeit gesammelt wurden, wo die Pflanzen in vollster Blüte standen.

Die vielfach beschriebenen Kernformen von traubigem Aussehen, wobei die einzelnen Teilstücke durch bandförmig ausgezogene Verbindungsstücke miteinander im Zusammenhang stehen, bekam ich in großer Menge zu Gesicht. Doch fand ich auch Zellen, wenngleich selten, in denen die Trennung der Teilstücke eine vollständige war.

Tradescantia zebrina.

(Taf. 1., Fig. 1.)

Von dieser Spezies diente ein kräftiger Sproß zur Untersuchung. Um gleichzeitig ein Bild zu gewinnen, in welchem Stadium der Entwicklung die Fragmentation auftritt, wurden vom Scheitel beginnend die aufeinanderfolgenden Internodien und Nodien untersucht.

In den ersten zwei Internodien traten unregelmäßig konturierte Kerne nur vereinzelt auf. Vom vierten an war ihr Auftreten reichlich, ihre Formen sehr mannigfaltig (Fig. 1a). Der Kern ist entweder in der Mitte mehr oder minder gleichmäßig eingeschnürt, oft die beiden Teilstücke nur noch durch ein dünnes Band mit-

---

[1] Johow Fr., Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotyten. (Inaug. Diss., Bonn 1880.)

[2] Nathansohn A., Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. (Inaug. Diss., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35., 1900. Heft 1.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einander im Zusammenhang, das aber nie bedeutende Länge erreicht. Die Kerne enthalten nur einen Nukleolus. Wird der Kern durchgeschnürt, tritt eine Vermehrung des Nukleolus nicht ein, so daß ein Teilstück regelmäßig keinen Nukleolus führt. Auch bei fast vollständiger Trennung blieben die Verhältnisse dieselben. Bei *T. virginica,* deren Kerne zahlreiche Kernkörperchen besitzen, ließ sich keine Gesetzmäßigkeit in Bezug auf deren Aufteilung auf die Tochterkerne konstatieren. Vereinzelt fanden sich auch bei *T. zebrina* Zellen, in denen zwei Kerne vorhanden waren und immer war einer von ihnen ohne Nukleolus. Fig. 1b zeigt zwei Kerne, die vollständig voneinander getrennt sind und an den einander zugewendeten Seiten lassen sich noch kleine Höcker erkennen, an denen das nunmehr gerissene und von den Kernen eingezogene Verbindungsstück ansetzte.

Tradescantia viridis.

Das Auftreten der Fragmentation wurde an einem etwa 75 *cm* langen, kräftig entwickelten Sprosse verfolgt. Es zeigte sich im wesentlichen dasselbe wie bei *T. zebrina,* daß sie nämlich erst dann häufig auftritt, wenn die Zellen ihre definitive Größe und Gestalt erlangt haben. Die Kernformen sind oft sehr absonderlich, meist sehr unregelmäßig eingeschnürt und gelappt. Herr Oberinspektor F. Pfeiffer v. Wellheim hatte die Liebenswürdigkeit, mir sein zahlreiches Material zur Durchsicht zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm zu großem Dank verpflichtet bin. Das Vorhandensein zweikerniger Zellen ließ sich unzweideutig feststellen. Die Kerne enthalten 1—2 Nukleolen. Auch hier fand ich, daß oft ein Teilkern keinen Nukleolus enthielt, in anderen Fällen jeder Teilkern je einen, je nachdem ob der Mutterkern nur einen oder zwei besaß.

An drei Objekten konnte ich zeigen, daß durch Fragmentation mehrkernige Zellen gebildet werden können und es bleibt noch die Frage zu entscheiden, wie diese Erscheinung physiologisch zu deuten wäre, ob es sich um einen lebenskräftigen Vorgang oder um eine Alterserscheinung[1] handelt. Für letzteres trat anfangs Strasburger[2] ein, der in der Fragmentation einen eigenmächtig am Zellkern sich abspielenden Vorgang erblickt, der erst dann eintritt, wenn das umgebende Protoplasma seinen Einfluß nicht mehr geltend machen kann und der Kern infolgedessen seinen eigenen Gestaltungstrieben folgt. Neuere Untersuchungen (l. c.) bewogen ihn zu anderer Ansicht: »Somit sind es auch in den Gewebezellen

[1] Wenn hier und im folgenden von Alterserscheinungen oder kurz von Alter die Rede ist, so ist das im Sinne von Doflein (Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Breslau, 1919) zu verstehen, der in den Alterserscheinungen Anzeichen gesunkener Lebenskraft erblickt.

[2] Strasburger E., Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus.* (Bot. Ztg., 1886. Jg. 38.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der *Tradescantia* und wohl auch anderer Phanerogamen, lebenskräftige Kerne, die sich amitotisch teilen, doch mit dem Unterschied von den Internodialkernen der Characeen, daß es bei ihrer Durchschnürung sich um einen sekundären und nicht um einen primären, in den Entwicklungsgang hineingehörenden Vorgang handelt.« Daß bei *Tradescantia* kein seniler Prozeß vorliegen könne, folgert Strasburger daraus, daß Fragmentation auch in jugendlichen Zellen üppig wachsender und blühender Pflanzen anzutreffen ist.

Dennoch schließe ich mich der ersteren Ansicht an. Solange nämlich die Zellen im Wachstum begriffen sind, trifft man Fragmentation höchst selten an. Sind die Zellen aber ausgewachsen, ist sie eine häufige Erscheinung, sie nimmt mit dem relativen Alter zu. Der Umstand, daß die ganze Pflanze jung und lebenskräftig ist, ist kein Grund dafür, annehmen zu dürfen, daß diese Eigenschaften auch allen Teilen der Pflanze zukommen müssen. Ich habe bei *Sambucus* das Verhalten der Kerne des Markes, also eines Gewebes, das dem Stengelparenchym der Monokolyten am nächsten steht, in ihrer Entwicklung verfolgt und gefunden, daß dort das Altern und eine damit verbundene vollständige Desorganisation der Kerne in unglaublich frühen Abschnitten der Entwicklung einsetzt, während die ganze Pflanze in der Vollkraft ihrer Entwicklung stand und üppigst vegetierte.

Das Auftreten von Mitosen normalerweise oder auf den durch Verwundung hervorgerufenen Wundreiz hin bei *Tradescantia* war für Schürhoff (l. c.)[1] ein Hauptmoment, das gegen die Annahme von Amitosen sprach. Denn sonst wäre das Auftreten von Mitosen sehr verwunderlich, haben wir doch gesehen, daß der Kern, wenn er in die Amitose eintritt, seine mitotische Teilungsfähigkeit eingebüßt hat. Sind es aber nur amöboide Veränderungen, die der Kern durchläuft, so steht einer mitotischen Teilung nichts im Wege.

Fragmentation der Kerne, die der bei den *Tradescantia*-Arten vorkommenden ziemlich ähnlich ist, fand ich bei

Funkia sp.

(Tafel I, Fig. 3.)

Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf die Kerne der Parenchymzellen des Blattstieles. Sie enthalten mehrere Kernkörperchen von wechselnder Größe. Kerne mit unregelmäßigen Konturen, mit Einkerbungen, Einschnürungen oder Einbuchtungen oder anderen bekannten Formen finden sich nicht selten. Die Einschnürung geht oft sehr weit, so daß der Kern in zwei oder seltener mehr Teilstücke zerlegt wird, die aber immer noch, wenn

[1] Schürhoff P. N., Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, Jg. 1915.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auch oft nur durch sehr zarte Verbindungsfäden, zusammenhängen. Das Verbindungsstück ist hyalin, ohne jede gröbere, körnige Struktur und nur schwach tingierbar. Die Teilstücke selbst zeigen öfter ebenfalls amöboide Gestalt. Ihre Größe ist sehr verschieden, annähernd gleich, zuweilen sind es jedoch nur ganz kleine Partien von Kernsubstanz, die sich vom Mutterkerne entfernen und mit ihm nur durch einen dünnen Verbindungsfaden im Zusammenhang sind. Die Aufteilung der Nukleolen auf die Tochterkerne ist keine gleichmäßige, je nachdem wo die Einschnürung einsetzte. So kommt es, daß einer oder der andere direkt im Verbindungsfaden zu liegen kommt, wo er dann merklich längsgestrekt sofort durch seine starke Tingierbarkeit auffällt. Ein Zerreißen der Verbindungsfäden und damit verbundene vollständige Trennung der Teilstücke war mir bis jetzt nicht möglich anzutreffen, obwohl ich es auf Grund meiner anderen Befunde nicht für ausgeschlossen halte. Weitere Untersuchungen werden darüber Aufschluß geben. Doch dürfen wie in Fig. 3a abgebildete Stadien nicht zu Irrtümern Anlaß geben.

Fragmentation wurde ferner beobachtet im Marke alter Stengel von *Impatiens Balsamina.* (Taf. I, Fig. 7.) Ihr Auftreten ist gerade nicht selten. Eine vollständige Durchschnürung ließ sich nicht nachweisen.

Desgleichen fand ich sie im peripheren Parenchym kräftiger etiolierter Triebe von *Solanum tuberosum* (Taf. I, Fig. 4 u. 5), wo sie in einer oft mächtigen Ansammlung von transitorischer Stärke eingebettet liegen. Eine effektive Zerteilung in Teilstücke konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Ob es sich bei den im Parenchym der Wurzel von *Beta vulgaris* (Taf. I, Fig. 8) beobachteten Kernformen um Fragmentation handelt, darüber bin ich im Zweifel. Da sie nämlich von den normalen Kernen dnrch ihre bedeutende Größe abweichen, daß ferner diese Kerne zwei Nukleolen enthalten, respektive jedes Teilstück je einen und eine Teilung der Nukleolen bei Fragmentation nicht stattfindet, ist der Gedanke an eine Kernverschmelzung nicht von der Hand zu weisen. Es enthalten zwar auch normalerweise Kerne zwei Nukleolen (Taf. II, Fig. 15), doch ist dies ein seltener Fall.

Im Wassergewebe ganz alter Blätter von *Aloe vulgaris* (Taf. I, Fig. 6) kommt Kernfragmentation neben den noch im folgenden zu besprechenden Kernvakuolen ziemlich häufig vor. Die Trennung der Teilstücke ist oft eine vollständige, oft hängen sie noch an einer Stelle zusammen oder es sind die Kerne eingeschnürt und vielfach zerklüftet. Die Verfolgung der Entwicklung der Blätter lehrte, daß Fragmentation nur in älteren Blättern häufig auftritt, in jüngeren nur ab und zu.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tropaeolum majus.

(Taf. I, Fig. 2.)

Einer Angabe Strasburgers (l. c.) zufolge sollen die Kerne des Markes von *Tropaeolum* und *Nicotiana* kurz vor ihrer Auflösung in Teilstücke zerfallen, so daß zweikernige Zellen unter solchen eingestreut liegen, deren Kerne bereits aufgelöst sind, dies jedoch nur in ganz alten Stadien. Ich habe wiederholt von einer Reihe von *Tropaeolum*-Exemplaren die ältesten Stengelstücke untersucht, aber weder Zellen mit mehreren Kernen, noch solche, deren Kerne bereits aufgelöst sind, zu Gesicht bekommen.

Die Gattung *Tropaeolum* wird in den Gärten in vielen Spielarten gezogen und es scheint mir daher nicht unwahrscheinlich, daß sie auch in ihrem feineren Aufbau sich nicht gleich verhalten und Verschiedenheiten aufweisen, so daß Strasburgers und meine Befunde sich nicht decken. Das vor Auflösung der Kerne oft ein Zerfall einsetzt, darüber berichtet Strasburger[1] auch an einer anderen Stelle.

Um mir Gewißheit darüber zu verschaffen, wie die Verhältnisse im Laufe der ganzen Entwicklung der Pflanze liegen und welche Veränderungen die Kerne des Markes im Alter erleiden, untersuchte ich einen etwa 110 *cm* langen Sproß, dem in Abständen von 1 (I), 2 (II), 5 (III), 10 (IV), 20 (V), 30 (VI), 40 (VII), 60 (VIII), 80 (IX), 100 (X) und 110 (XI) *cm* vom Scheitel an gerechnet, einzelne Partien entnommen wurden, so daß sich auf diese Art alle Veränderungen, die sich eventuell am Kerne abspielen, und deren Übergänge nachweisen lassen mußten.

Die Kerne enthalten meist nur ein Kernkörperchen, dessen Gestalt, Form und Größe wechselnd ist, außerdem zahlreiche kleine, stark färbbare Körnchen, auf die auch Molisch (l. c.) in anderem Zusammenhang verweist.

Bei *Tropaeolum* tritt analog wie bei *Tradescantia* Fragmentation erst dann in reichlicher Menge auf, wenn die Zellen vollkommen ausgewachsen sind. Die amöboiden Kernformen sind allerdings nicht von der Menge und Mannigfaltigkeit wie bei dieser.

Da bei *Tropaeolum* das Mark selbst bis ins späteste Alter am Leben bleibt und seinen saftigen Charakter bewahrt, ist dadurch eine Vorbedingung für das Zustandekommen amöboider Kernveränderungen gegeben; desgleichen bei den anderen Objekten, wo sie gefunden wurde. Es ist nun von Interesse, welches Verhalten die Kerne in einem Gewebe zeigen, das binnen kurzem abstirbt und zwar zu einer Zeit, wo die ganze Pflanze noch in vollem Wachstum steht. Zu diesem Zwecke wurde *Sambucus* gewählt. Während die ganze Pflanze noch jugendlich ist, also von Alterserscheinungen äußerlich nichts erkennen läßt, trifft dies für das Mark des Stammes nicht zu, das nur eine sehr begrenzte Lebensdauer hat.

---

[1] Strasburger E., Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Untersuchtes Stengelstück	Verhalten der Kerne im Marke	Anmerkung
I.	Kerne mit unregelmäßiger Umgrenzung nur vereinzelt (Fig. 2a).	
II.		Einsetzen eines stärkeren Längenwachstums der Zellen.
III.—IV.	Kerne vielfach gestreckt (oft spindelförmig), selten gelappt, gekerbt oder eingeschnürt. Kerne mit fädigen Fortsätzen vorhanden, an denen Plasmafäden ansetzen. Kernvolumen hat etwas zugenommen (Fig. 2b). Fragmentation selten.	Starkes Längenwachstum der Zellen, mit dem die Kernformen im Zusammenhang stehen.
V.	Kerne nehmen zum größten Teil wieder rundliche Formen an. Fragmentation selten.	
VI.—VII.	Fragmentation reichlich. Besonders spindelförmige Kerne davon betroffen. Eine vollständige Trennung der Teilstücke nicht vorhanden (Fig. 2c).	
VIII.—X.	Kerne und Nukleolen nehmen an Volumen ab (Fig. 2d). Sonst wie VI.—VII Die auftretenden Fragmentationsbilder sind fixierte Zustände früherer Stadien, da der Kern seine leichte Veränderlichkeit eingebüßt und zähere Konsistenz besitzt.	
XI.	Kerne durchwegs im Wandbelag, stark färbbar, körnige Struktur, Chromatin oft zusammengeballt (Fig. 2d).	Zellen mit Zerfallsprodukten von Kernen oder überhaupt ohne Kerne nicht vorhanden.

Sambucus nigra.

Von einem kräftigen, noch im Wachsen befindlichen Triebe wurden die ersten acht aufeinanderfolgenden Internodien untersucht und nur auf die Kerne des Markes Gewicht gelegt. Ihre Gestalt ist im allgemeinen rundlich, seltener schwach elliptisch. Nukleolen meist ein großer und bis drei kleinere vorhanden. Die Markzellen des an den Gefäßteil angrenzenden Teiles zeigen ein anderes Verhalten als die zentral gelegenen, weshalb sie getrennt von diesen besprochen werden müssen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Untersuchtes Internodium	Zentraler Teil des Markes	Peripherer Teil des Markes
1.	Kerngröße im Durchschnitt 27 μ × 19·5 μ. Zellen enthalten viel Plasma und zahlreiche verstreut liegende Plastiden.	
2.	Kerne nehmen an Größe zu (31·5 μ × 20·5 μ), desgleichen die Nukleolen. Hängt mit dem Wachstum der Zellen zusammen.	
	Plastiden weniger reichlich, in der Zelle verstreut. Kern übt keine anziehende Wirkung auf sie aus.	Plastiden reichlich, zum Teil um den Kern gelagert.
3.	Kerne verlieren an Substanz, sind schwächer färbbar. Abnahme der Nukleolarsubstanz.	Wie bei 2.
4.	Bedeutende Volumsabnahme der Kerne (10·5 μ × 8·2 μ). Plastiden sind verschwunden. Kerne stärker tingierbar, ihr Gerüst grobkörnig.	Volumsabnahme nicht so stark wie im zentralen Teil (14·5 μ × 13·2 μ). Kerne von Plastiden umgeben. Abnahme der Nukleolarsubstanz. Gerüst der Kerne grobkörnig.
5.	Kerngröße 8·4 μ × 6·5 μ.	Kerngröße 14·5 μ × 12·4 μ. Vereinzelte Plastiden noch um die Kerne.
6.	Kerngröße 6·4 μ × 5·4 μ. Kerne bereits abgestorben und eingetrocknet.	Kerngröße 13·2 μ × 10·2 μ. Plastiden verschwunden.
7. 8.	Wie bei 6.	Wie bei 6. Vereinzelt sind noch Nukleolen nachweisbar.

Daß die Zellen des peripheren Markteiles nicht so rach zugrunde gehen, führe ich darauf zurück, daß sie in der Nähe der Wasserleitungsbahnen liegen, denen sie osmotisch Wasser entziehen können und so länger am Leben bleiben als die des zentralen Teiles, die alsbald vollständig eintrocknen und sich mit Luft füllen. Die Schädigung der Kerne läßt sich schon im 3. Internodium konstatieren und wird eingeleitet durch Substanzverlust.

Wenn bei dikotylen Pflanzen amöboide Kernveränderungen seltener auftreten, als bei monokotylen, so ist der Grund dafür wohl darin zu suchen, daß zumeist die Bedingungen dafür bei diesen nicht gegeben sind. Das Stengelparenchym der Monokotylen, in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dem sie sich vornehmlich finden, bewahrt bis in das späteste Alter seinen saftigen Charakter, während das ihm entsprechende Gewebe der Dikotylen, nämlich das Mark, schon frühzeitig abstirbt und eintrocknet und so der Wassermangel in erster Linie dafür verantwortlich gemacht werden muß. Tritt ein solcher jedoch nicht ein, wie z. B. bei *Tropaeolum, Impatiens* u. a., so wird man nach meiner Meinung meist nicht vergebens nach ihnen suchen.

IV. Vakuolisierung der Kerne.

Historisches.

Beobachtungen über das Vorkommen von Vakuolen in Zellkernen wurden nur vereinzelt gemacht und diese interessante Erscheinung wurde noch nie im Zusammenhang behandelt. Kallen (l. c.) fand vakuolisierte Kerne vereinzelt im Marke von *Urtica urens*, desgleichen in alten unverdickten Holzparenchymzellen. Auch in ganz alten Bastfasern traf er Kerne an, die eine oder mehrere Vakuolen enthielten, die sich ausdehnen, schließlich platzen und so den Kern in zwei oder mehrere Teilstücke zerlegen. Die sich darauf beziehenden Abbildungen (Fig. 23—30), speziell Fig. 27, machen dies sehr wahrscheinlich. Dieser Annahme steht jedoch Zimmermann (l. c.) skeptisch gegenüber. Das Auftreten von Vakuolen in Kernen bei *Tropaeolum* wird von Strasburger (l. c.) als Desorganisationserscheinung aufgefaßt. Johow (l. c.) hingegen, der sie in den Kernen von *Hyacinthus* häufig feststellen konnte, sagt darüber in einer Fußnote: »Ebensowenig kann das Auftreten vakuolenartiger Hohlräume im Zellkerne als Beleg für eine solche Annahme (Desorganisation) gelten; wäre ja doch nicht einzusehen, warum der Zellkern als ein Glied des Protoplasmakörpers einem Kriterium unterliegen sollte, welches auf das übrige Protoplasma keine Anwendung findet.« Ferner liegt eine Angabe von Johow (l. c.) vor, wonach in alten Blättern und Internodien von *Anthurium* die Kerne der Raphidenschläuche oft in der Mitte eine große Vakuole oder ein Loch besitzen, so daß sie von der Fläche gesehen ringförmig erscheinen. Ähnliches ergab sich in den Raphidenschläuchen von *Tradescantia*, daß nämlich mit zunehmendem Alter das Substrat der Kerne immer mehr aufgelockert wird, ja selbst vakuoliges oder schaumiges Aussehen erhält. Fr. Schwarz[1] konnte letztere Angaben nicht bestätigen und sieht darin Kunstprodukte, die durch die von Johow (l. c.) zur Mazeration verwendete Kalilauge zustande gekommen sind. Bei *Chara* wurden Vakuolen zuerst von Schmitz (l. c.) gefunden, und zwar in den Kernen älterer Rindenzellen. Durch Ausdehnung kann die Vakuole platzen und die Kernsubstanz durchbrechen. Dieser Befund wurde dann von Johow (l. c.) bestätigt und erweitert und ihr Vorkommen bei *Chara foetida* wenn auch nicht häufig »in der Berindung von Stamm und Blatt, ferner in den Rhizoiden und dem ersten Glied der Vorkeime« festgestellt. Ihre Anzahl und Größe ist verschieden. Gegen die Grundsubstanz sind sie durch eine sich dunkler färbende Hautschicht abgegrenzt.

Bei der Untersuchung der Gefäßbildung in gequetschten Wurzeln von *Pisum sativum* fand Němec[2], daß mit zunehmender Differenzierung der Gefäße das Cytoplasma allmählich schwindet, der Kern substanzärmer wird, bis schließlich Nukleolus und der strukturierte Kerninhalt vollständig verschwinden. »Das letzte Stadium bildet ein blasenförmiger Kern mit homogenem, nicht tingierbarem Inhalt innerhalb der derben Membran.... In einigen Fällen, wo die blasenförmigen Kerne noch einen Nukleolus enthielten, deuteten einige Bilder darauf hin, das derselbe aus dem Kerne, der jetzt den Eindruck einer Vakuole macht, ausgestoßen wird.«

---

[1] Frank Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. (Cohns Beitr. z. Biologie d. Pfl., 5. Bd., 1892.)

[2] Němec B., Über Degeneration der Zellkerne. (Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême 1910. Sep. Abdr. p. 6.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fassen wir die Ergebnisse vorliegender Angaben zusammen, so ergibt sich, daß das Auftreten von Vakuolen in den Kernen durchwegs in ausgewachsenen Zellen stattfindet, vielfach von sehr alten Zellen beschrieben wird. Ob diese Erscheinung Zeichen einer Desorganisation ist, darüber herrscht Meinungsverschiedenheit. Durch Ausdehnung können die Vakuolen platzen und dadurch die Kernsubstanz zerklüften.

Kernvakuolen von ganz eigener Art wurden von Molisch (l. c.) beschrieben, die mit den angeführten Fällen jedoch nur wenige Analogien aufweisen. Es liegt nämlich hier nicht die Vakuole in der Kernsubstanz selbst, sondern sie schiebt sich zwischen dieser und der Kernmembran ein, so daß der Kern von einer großen Saftblase umgeben scheint, die von einem zarten Häutchen, der gedehnten Kernmembran, umgeben ist und so die Vakuole von dem Protoplasma trennt. Molisch nennt diese Kerne Blasenkerne. Die Kernsubstanz liegt entweder mehr oder minder zentral in dem Saftbläschen oder oft auch der Vakuolenwand direkt an. Im Milchsaft von *Musa chinensis* treten sie häufig auf, weniger reichlich bei *Musa Ensete*, bei Aroideen und bei *Humulus Lupulus*. Der Inhalt des Saftbläschens dürfte ein lösliches Eiweiß sein, da sowohl bei *Musa* als auch bei *Philodendron* im Saftraum der Kerne Eiweißkrystalle vorkommen können und außerdem besitzt diese Flüssigkeit hohen osmotischen Wert, wie einschlägige Versuche gelehrt haben. Die Bildung von Randvakuolen ließ sich auch künstlich bei Kernen von *Clivia* herbeiführen, wenn man sie in destilliertes Wasser brachte. In dieser Richtung liegen auch Untersuchungen von Fr. Schwarz vor. In Chloroplasten, die in Wasser liegen, können Vakuolen entstehen, so daß sie schließlich in einen Blasenhaufen verwandelt werden. Auch Zellkerne quellen unter der Einwirkung von Wasser und dabei können ebenfalls Vakuolen entstehen, doch bilden sie sich immer an der Peripherie des Kernes. Was den Stoff anlangt, der in die Vakuolen übergeht, nimmt Fr. Schwarz an, daß es das Paralinin, die sogenannte Grundsubstanz des Kernes sei, daß aber dabei auch noch die übrigen im Kerne vorkommenden Substanzen teilnehmen können. Bei Anwendung von Fällungsmittel entsteht tatsächlich in den Vakuolen ein feiner Proteinniederschlag.

Eigene Untersuchungen.

Bei einer Reihe von Pflanzen ist es mir gelungen, das Auftreten von Vakuolen in den Kernen festzustellen.

Solanum nigrum.

(Taf. II, Fig. 17.)

Das Auftreten von Vakuolen in den Kernen wurde im Markparenchym beobachtet. Sie sind in der Regel nur in der Einzahl vorhanden und können in manchen Fällen bedeutende Größe erlangen. Ihre Gestalt ist mehr oder minder rund. Die der Vakuole anliegenden Partien der Kernsubstanz zeichnen sich durch ein dichteres Gefüge aus und sind demnach stärker tingierbar als die mehr gegen die Peripherie gerückten Teile, eine Erscheinung, die ich auch bei anderen Objekten finden konnte. Oft liegen die Vakuolen der Kernmembran sehr stark genähert, so daß nur eine ganz dünne Lamelle zwischen ihr und dem umgebenden Plasma vorhanden ist. Der Nukleolus, der immer in der Einzahl vorhanden ist, ist an keine bestimmte Lage innerhalb der Kernsubstanz gebunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lactuca sativa.

(Taf. II, Fig. 13.)

Bei diesem Objekt fand ich sie ebenfalls im Marke, im Rindenparenchym fehlen sie. Sie sind sehr selten. Die Lage der Vakuolen ist bald zentral, bald mehr exzentrisch, sie bleiben meist klein und überschreiten selten die Größe des halben Kerndurchmessers. Die Nukleolen, bis zu drei in einem Kern, liegen zumeist in dem breiteren, durch die Vakuole gebildeten Teil der Kernsubstanz.

Prunus domestica.

(Taf. II, Fig. 14.)

Die Kerne des Fruchtfleisches sind ab und zu vakuolisiert, doch bleiben auch hier die Vakuolen meist klein.

Die untersuchten Früchte waren noch nicht reif, grün und noch nicht ausgewachsen.

Beta vulgaris.

(Taf. II, Fig. 15.)

Kerne mit Vakuolen sind in den saftigen parenchymatischen Zellen der ausgewachsenen rübenförmigen Wurzel nicht selten. Ihre Größe kann oft ziemlich bedeutend werden. Selten sind zwei vorhanden, die dann meist klein bleiben, und wenn einander stark genähert, nur noch durch ein zartes Häutchen getrennt sind. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß durch ihr Verschmelzen eine große Vakuole gebildet werden kann. Bei vereinzelten Kernen wird der Nukleolus rein mechanisch in den Hohlraum hineingedrängt und ragt dann oft bis zu seiner Hälfte in diesen hinein.

Prunus armeniaca.

(Taf. II, Fig. 9.)

Eine Vakuolisierung der Kerne in einem Ausmaße und einer Reichlichkeit, wie sie wohl selten anzutreffen sein dürfte, fand ich im Parenchym des Fruchtfleisches vor. Zur Untersuchung gelangten Früchte, die eben zu reifen begonnen hatten, bereits also eine gelbliche Farbe hatten, immerhin aber noch ein sehr festes Zellgefüge aufwiesen.

Die Kerne liegen zum Teil der Zellwand an, oft aber sind sie von einer großen Zahl mitunter sehr mächtiger Plasmastränge in der Mitte der Zelle suspendiert und selbst von einer großen Plasmaansammlung umgeben (Taf. II, Fig. 10). Die Größe und Gestalt der Kerne ist schwankend, doch weichen die vakuolisierten von den normalen was Größe anlangt, nicht sonderlich ab. Die Nukleolen sind meist in der Einzahl. Die Art der Vakuolisierung ist von großer Mannigfaltigkeit. Oft zeigen die Kerne in ihrem Inneren bloß eine einzige Höhlung. Von kleinen Vakuolen, die als Anfangsstadien anzusehen sind bis zu solchen, die so weit gehen, daß sie fast den ganzen Kern erfüllen, kommen alle Übergänge vor.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die ganze Masse der Kernsubstanz ist in die zuweilen sehr dünn gewordene Randzone zusammengedrängt. Daß dem so ist, läßt sich leicht dadurch zeigen, daß mit der Größenzunahme der Vakuole auch die Tingierbarkeit der Randzone zunimmt. Von viel größerem Interesse sind die Kerne, die zwei oder mehrere Vakuolen führen. Zuerst sind sie klein, unregelmäßig im Kern zerstreut, von verschiedener Größe und gegenseitig sich mehr oder minder genähert. Allmählich vergrößern sie sich, stoßen aneinander und platten sich gegenseitig ab, da die zwischen ihnen liegende oft zu einer sehr dünnen Lamelle ausgedehnte Kernsubstanz ihr Ineinanderfließen verhindert. Am häufigsten sind zwei große Vakuolen, doch gesellen sich gerne zu diesen noch einige weitere, jedoch kleine hinzu. Oft kann man auch finden, daß sie dort, wo sie in größerer Zahl vorkommen, die Kernmembran nach außen hin blasenförmig auftreiben und der Kern dadurch seine sonst immer beibehaltene regelmäßige Gestalt verliert. Jeden dieser vorspringenden Höcker füllt eine Vakuole aus. Zuweilen kamen mir auch Kerne unter, die nur noch eine minimale Menge von Kernsubstanz besaßen. Sie bestanden fast nur aus Vakuolen, die sich gegenseitig stark abplatteten und von zarten Häuten umspannt wurden.

In Kernen mit bloß einer Vakuole findet man, falls sie exzentrisch liegt, den Nukleolus im breiteren Teile des Randsaumes, ist dieser aber gleichbreit, ragt er oft ein wenig in den Hohlraum hinein — doch kommt dies auch in anderen Fällen vor — oder er ist kappenförmig abgeplattet. Sind zwei oder mehrere vorhanden, liegen sie dort, wo sich größere Ansammlungen von Kernsubstanz gebildet haben.

Da durch starke Ausdehnung des Vakuoleninhaltes, der von dem den Kern umgebenden Protoplasma oft nur durch eine sehr zarte Membran noch getrennt ist, auch diese noch weiter ausgedehnt wird, ist es von vornherein nicht von der Hand zu weisen, daß sie schließlich zerreißt und so der Kern zerklüftet wird. Doch habe ich vergeblich nach Bildern gesucht, die dies hätten zeigen können und vielleicht können noch ältere Stadien darüber Aufklärung verschaffen.

Fr. Schwarz (l. c.) kam auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß durch Quellung in destilliertem Wasser die Chloroplasten in ihrem Inneren Vakuolen bilden, so daß sie oft wie Blasenhaufen aussehen, bei Kernen gelang dies jedoch nie in solchem Ausmaß. Im vorliegenden Falle erwecken zahlreiche Kerne tatsächlich diesen Eindruck und weisen gewisse Ähnlichkeiten mit den von Fr. Schwarz auf Taf. I abgebildeten Chlorophyllkörnern auf. Daß auch hier osmotisch wirksame Stoffe maßgebend sind, scheint mir nach allen Beobachtungen sehr wahrscheinlich und es ist merkwürdig, daß vakuolisierte Kerne nur dort auftreten, wo die Zellen auch bis in ihr spätes Alter ihren saftigen Charakter bewahrt haben.

Funkia sp.

(Taf. II, Fig. 16.)

Neben der schon früher besprochenen Fragmentation kommen im Parenchym des Blattstieles zuweilen auch vakuolisierte Kerne vor. Sie sind nicht häufig und die Vakuolen immer in der Einzahl, ihre Größe nicht bedeutend. Rücken sie stark an die Pheripherie

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Kernes heraus, so kann es leicht vorkommen, daß die Kernsubstanz von ihnen durchbrochen wird und sie nun direkt an das Plasma angrenzen. In dieses ragen sie dann oft bis zu ihrer Hälfte hinein, sind aber immer von einem zarten hyalinen Häutchen umgeben, das durch seine Lichtbrechung hervortritt und sich auch schwach färben läßt. Die Vakuole dürfte auch, so lange sie noch allseits von Kernsubstanz umschlossen ist, von einer zarten Membran umgeben sein, wodurch es auch verständlich wird, daß in den Hohlraum nie andere Bestandteile des Kernes, wie Chromatinkörnchen oder Nukleolen hineingelangen können, es sei denn, daß letztere mechanisch hineingedrängt werden. In jenen Fällen, wo die Vakuole die Kernsubstanz durchbricht, hinterläßt sie am Kern eine kreis- respektive kugelsegmentförmige Einbuchtung, die auch dann noch erhalten bleibt, wenn die Vakuole platzt. Dadurch kommen henkel- oder sichelartig gekrümmte Kerne zustande, an denen die regelmäßig konturierte Einbuchtung noch den Sitz der ehemals vorhandenen Vakuole erkennen läßt.

Zuweilen schien es mir, auch bei den anderen besprochenen Objekten, als ob im Inneren der Vakuolen ein feinkörniger Niederschlag sich befände, der auf Eiweißsubstanzen hinweist, die durch die Fixierung ausgefällt wurden.

Aloe vulgaris.

(Taf. II, Fig. 11, 12.)

Da bei dieser Pflanze die vakuolisierten Kerne im Wassergewebe der Blätter vorkommen, war es leicht möglich, an ein- und demselben Exemplar die Entwicklung der Kerne zu verfolgen, ob die Vakuolenbildung schon frühzeitig auftritt oder aber erst in ganz alten Stadien und ob sie analog des einen Falles der Fragmentation eine Alterserscheinung ist. An einem kräftigen Exemplare wurden alle Altersstadien der Blätter untersucht.

In den zwei jüngsten Blättern zeigten die Kerne des Wassergewebes völlig normales Aussehen und führten mehrere Nukleolen. Aber schon im dritten Blatte, das noch nicht ausgewachsen war, traten vereinzelt Vakuolen in den Kernen auf. Je ältere Blätter untersucht wurden, desto häufiger waren sie zu finden. Fast durchwegs kommt nur eine einzige in jedem Kerne vor, seltener sind zwei und mehr wurden überhaupt nicht beobachtet. Die um die Vakuole liegenden Partien der Kernsubstanz zeichnen sich auch bei diesem Objekt durch ihre stärkere Tingierbarkeit aus. In ganz alten Blättern fällt auf, daß eine weitere Zunahme derartiger Kerne nicht mehr stattfindet, im Gegenteil, sie scheinen seltener zu werden. Das hat darin seinen Grund, daß die Vakuolen vielfach platzen und dadurch Kernformen entstehen, die sichel- oder henkelartig gekrümmt und gelappt sind und oft noch den Sitz der früher vorhandenen Vakuole erkennen lassen (Taf. II, Fig. 12).

Auch lebend lassen sich die Kerne leicht beobachten. Schneidet man ein Blatt an, so quillt zäher Schleim aus der Schnittwunde hervor, in dem unter dem

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Mikroskope zahlreiche Kerne zu sehen sind. Isoliert man vakuolisierte möglichst vom Schleim und fügt dann destilliertes Wasser hinzu, so nehmen die Vakuolen Wasser osmotisch auf und beginnen sich zu vergrößern. Bringt man sie in konzentriertere Lösungen von KNO_3 oder Rohzucker, so verringert sich ihr Volumen zusehends, bis sie schließlich fast ganz verschwinden und ihre Anwesenheit nur noch ein Spalt anzeigt, den die nun aneinanderschließenden früheren Vakuolenränder miteinander bilden. Auch hier ist also eine osmotisch wirksame Substanz an der Vakuolenbildung beteiligt, die eiweißartiger Natur sein dürfte, was in anderen Fällen von Molisch und Fr. Schwarz ziemlich sicher erwiesen ist.

Das Auftreten von Vakuolen im Kern ist bei *Aloe* unzweifelhaft das Zeichen einer beginnenden Degeneration der Kerne. Ihre Bildung und Entstehung setzt zwar schon in noch relativ jungen Stadien ein, nimmt aber mit zunehmendem Alter an Häufigkeit beträchtlich zu. Wenn auch der Kern, von morphologischen Gesichtspunkten betrachtet, vielfach sein Aussehen oder seine Struktur nicht oder nur wenig im Alter verändert, so dürften doch in seinem Inneren für uns nicht greifbare Veränderungen vor sich gehen, infolge derer er gewissen äußeren Einflüssen nicht mehr einen entsprechend starken Widerstand entgegensetzen kann. So ist es leicht verständlich, daß amöboide Gestaltsveränderungen an alten Kernen häufiger anzutreffen sind als an jungen, daß die Vakuolenbildung in jugendlichen Kernen unterdrückt wird, in älteren, wo seine Widerstandskraft abnimmt, immer reichlicher wird. Ich halte die Vakuolenbildung für eine krankhafte Erscheinung am Kern, die nicht geeignet ist, irgendwelche Vorteile für ihn herbeizuführen.

Schließlich sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. H. Molisch für das rege Interesse, das er dieser Arbeit jederzeit entgegenbrachte und die wertvollen Anregungen meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich herzlichst Herrn Assistenten Dr. G. Klein für die stete Förderung meiner Arbeiten und die freundschaftlichen Rathschläge, die er mir stets angedeihen ließ.

Zusammenfassung.

Bei jenen Fällen direkter Zerteilung des Kernes, wo eine Heraussonderung der Chromosomen nicht stattfindet, wurde streng unterschieden zwischen Amitose und Fragmentation.

An Hand von Beispielen wurde zu zeigen versucht, daß Amitose ein gegenüber Mitose vereinfachter Teilungsvorgang ist, aber nur dort auftreten kann, wo eine gleichmäßige Aufteilung der Erbmasse nicht notwendig ist. Die von Schürhoff aufgestellte Behauptung, daß bei amitotischer Teilung nur so viele Tochterkerne gebildet werden können, als der Mutterkern normalerweise Chromosomen enthält, wurde widerlegt.

Der Begriff der Fragmentation wurde weiter gefaßt und zu ihr alle jene morphologischen Veränderungen am Kerne gestellt, die einen Zerfall des Kernes in Teilstücke bedingen können, aber

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht Amitose sind. Bei neuerlicher Untersuchung einiger *Tradescantia*-Arten *(T. virginica, T. zebrina* und *T. viridis)* konnte eindeutig festgestellt werden, daß durch die zur Fragmentation zu rechnenden amöboiden Gestaltsveränderungen in der Tat mehrkernige Zellen gebildet werden können, was Schürhoff bei *Tradescantia virginica* in Abrede stellt. In einer Reichlichkeit und einem Ausmaße wie bei *Tradescantia* wurden sie im Parenchym des Blattstieles von *Funkia sp.* gefunden und beschrieben, ferner, wenn auch selten, im Marke von *Impatiens Balsamina*, im Rindenparenchym etiolierter Triebe von *Solanum tuberosum*, im Parenchym der fleischigen Wurzel von *Beta vulgaris*, im Wassergewebe von *Aloe vulgaris* und im Marke von *Tropaeolum majus*. Auf Grund vergleichender Untersuchungen wurde die Frage, ob dieser Fall von Fragmentation als Alterserscheinung aufzufassen sei, im bejahenden Sinne beantwortet. Daß die Kerne gewisser Gewebe der Desorganisation anheimfallen, während die ganze Pflanze noch im jugendlichen Zustande sich befindet, wurde am Marke von *Sambucus* gezeigt.

Ferner wurde eine Erscheinung an Kernen beschrieben, die in der Literatur bis jetzt wenig Berücksichtigung erfahren hat, das Auftreten von Vakuolen im Kerne. Sie wurden gefunden in den Kernen des Markes von *Solanum nigrum*, im Marke von *Lactuca sativa*, im Fruchtfleisch von *Prunus domestica*, im Parenchym der Wurzel von *Beta vulgaris*, im Parenchym des Blattstieles von *Funkia sp.* und in höchster Vollendung im Fruchtfleisch von *Prunus armeniaca*. Die Zeit ihres Auftretens wurde bei *Aloe vulgaris* verfolgt, bei der die Kerne des Wassergewebes oft vakuolisiert sind und gefunden, daß ein seniler Prozeß vorliegt. Die Vakuolen sind imstande zu platzen und dadurch den Kern zu zerklüften. Die Ansicht von Kallen, daß dadurch der Kern in Teilstücke zerlegt werden kann, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit. Als sekundäre Erscheinung ist dieser Fall ebenfalls zur Fragmentation zu stellen. Die Vakuolen enthalten, wie einschlägige Versuche lehrten, eine osmotisch wirksame Flüssigkeit.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1*a*. Verschiedene Fragmentationsstadien der Kerne aus den Parenchymzellen des Stengels von *Tradescantia zebrina*.

Fig. 1*b*. Zwei durch Fragmentation entstandene Tochterkerne, von denen der eine keinen Nukleolus besitzt. Vergr. 460.

Fig. 2*a*. Kerne aus dem Mark des Stengels von *Tropaeolum majus*, 1 *cm* unterhalb des Vegetationskegels.

Fig. 2*b* und *c*. Kerne aus älteren Zellen und

Fig. 2*d*. Kerne aus ganz alten Zellen des Markes. Vergr. 285.

Fig. 3. Durch Fragmentation bedingte mannigfache Gestaltsveränderungen der Kerne aus den Parenchymzellen des Blattstieles von *Funkia sp.* Bei *a* ein Kern, der leicht eine vollständige Trennung der beiden Teilstücke vortäuschen kann.

Fig. 4. Verschiedenartig eingeschnürte und gelappte Kerne aus den Rindenparenchymzellen eines etiolierten Triebes von *Solanum tuberosum*. Vergr. 285.

Fig. 5. Desgleichen ein fast bis zur vollständigen Trennung durchgeschnürter Kern in einer Ansammlung von Plasma und Stärke liegend. Vergr. 335.

Fig. 6. Kerne aus dem Wassergewebe des Blattes von *Aloë vulgaris*. In einzelnen Fällen ist die Einschnürung so weit gegangen, daß die Kernstücke nur noch durch schmale Brücken miteinander im Verbande sind. Vergr. 460.

Fig. 7. Kernformen aus den Parenchymzellen des Markes eines alten Stengels von *Impatiens Balsamina*. Vergr. 335.

Fig. 8. Eingeschnürte Kerne aus der fleischigen Wurzel von *Beta vulgaris*. Vergr. 460.

Tafel II.

Fig. 9. Sehr stark vakuolisierte Kerne aus den saftigen parenchymatischen Zellen des Fruchtfleisches von *Prunus armeniaca*. Vergr. 540.

Fig. 10. Einzelner Kern in der Mitte der Zelle von mächtigen Plasmasträngen suspendiert. Vergr. 285.

Fig. 11. Vakuolisierte Kerne aus den Zellen des Wassergewebes von *Aloë vulgaris*. Vergr. 460.

Fig. 12. Gelappte Kerne, entstanden durch Platzen der Vakuolen. Bei *a* beginnt sich die Kernsubstanz an einer Seite von der Vakuole zurückzuziehen und nur ein dünnes Häutchen trennt noch den Vakuoleninhalt von dem umgebenden Plasma. Vergr. 460.

Fig. 13. Kerne mit Vakuolen aus alten Zellen des Markes von *Lactuca sativa*. Vergr. 540.

Fig. 14. Vakuolisierte Kerne aus den Zellen des Fruchtfleisches von *Prunus domestica*. Vergr. 335.

Fig. 15. Desgleichen aus den saftigen Zellen der fleischigen Wurzel von *Beta vulgaris*. Vergr. 540.

Fig. 16. Kerne mit Vakuolen aus den Parenchymzellen des Blattstiels von *Funkia sp.* Bei zwei Kernen hat sich die Kernsubstanz von der Vakuole an einer Seite zurückgezogen, so daß sie nur noch von einem sehr zarten Häutchen gegen das Protoplasma abgegrenzt ist. Vergr. 460.

Fig 17. Kerne aus den Zellen des Markes von *Solanum nigrum* mit Vakuolen. Vergr. 335.

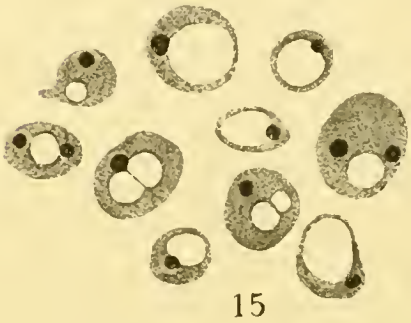
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

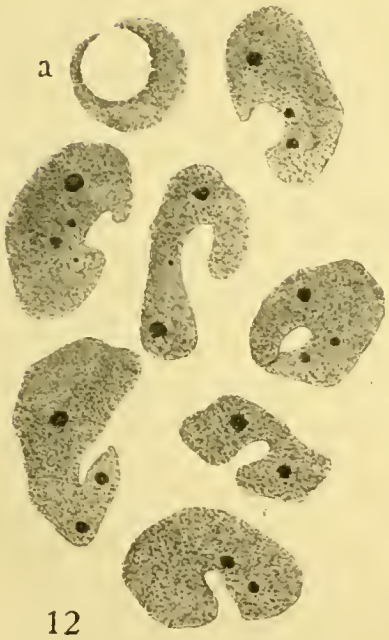
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

9

11

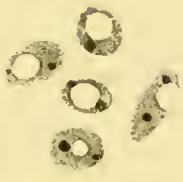


15



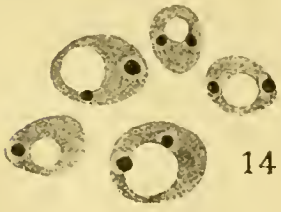
a

12

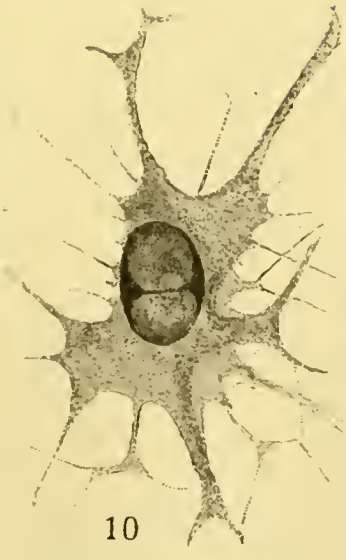


13

16



14



10

17